Arbeiten des pflanzenphysiologischen Institutes der k. k. Wiener Universität.

# XXI. Untersuchungen über die Entstehung und den Bau der Hoftüpfel.

(Mit 3 Tafeln.)

Von Dr. **Carl Mikosch,**
*Assistenten am pflanzenphysiologischen Institute.*

## I. Historische Einleitung.

Die Entstehungsart der Hoftüpfel sowie deren Bau im fertigen Zustande sind seit langer Zeit Gegenstand der eifrigsten Forschung gewesen. Die vorzüglichsten Phytotomen traten an die Lösung der bezeichneten Fragen heran, die Resultate ihrer Beobachtungen und die aus letzteren gezogenen Schlüsse, weisen jedoch bedeutende Differenzen unter einander auf und es ist die Behauptung gewiss nicht übertrieben, dass so viele Forscher sich selbstständig mit der Tüpfelfrage beschäftigten, ebenso viele Ansichten und Theorien auch über den Bau und die Entstehung der Hoftüpfel aufgestellt wurden.

Dass die älteren Beobachter sich in dieser Frage nicht einigen konnten, war wohl in dem Mangel an geeigneten optischen Hilfsmitteln gelegen und aus dem Umstande zu erklären, dass man damals über den feineren Bau der Zellwand, deren Structurverhältnisse, hauptsächlich aber über deren Wachsthumsvorgänge ganz unrichtige Vorstellungen hatte. Nachdem nun in neuerer Zeit die Leistungen des Mikroskopes eine vorher nicht geahnte Höhe erreichten und durch die vielleicht noch heute unübertroffene Beobachtungsgabe H. v. Mohl's, sowie durch dessen klare, den Thatsachen entsprechende Deutung des von ihm Gesehenen, der Bau der Zellwand grösstentheils richtig erkannt wurde, sollte

man meinen, dass nun die Entstehung und der Bau des Hoftüpfels sicher gestellt worden wäre. Auffallender Weise finden wir jedoch gerade in den Arbeiten, welche jenen v. Mohl folgten, die Ansichten über den Hoftüpfel divergirender als je, und dass thatsächlich eine solche Verschiedenheit existirt, ersieht man am deutlichsten bei Durchblick unserer Lehr- und Handbücher der allgemeinen Botanik. Man findet daselbst zunächst zwei verschiedene Ansichten über die Entstehung des Hoftüpfels vertreten und die eine oder die andere Entstehungsweise immer als die einzig richtige angegeben.

So bildet sich nach Sachs[1] der Hoftüpfel in der von Schacht angegebenen Weise durch ungleichmässiges Wachsthum der Verdickungsschichten aus; im fertigen Zustande wäre der Tüpfel durch keine Membran geschlossen. De Bary hingegen[2] nimmt mit Sanio an, dass der Tüpfel schon vollkommen fertig sei, bevor noch die ersten Verdickungsschichten angelegt werden; dieser wäre sonach nur das Resultat bestimmter Wachsthumsvorgänge der primären Membran und der Tüpfelraum stets durch letztere geschlossen. Weiss schwankt zwischen beiden Ansichten;[3] er führt sowohl die von Schacht ausgesprochene als auch jene von Sanio, oben mitgetheilte Ansicht an, erläutert beide durch eine genügende Anzahl von Abbildungen, spricht sich aber nicht bestimmt über die Richtigkeit der einen oder der anderen Vorstellung aus. Reinke schliesslich stellt sich bezüglich der Entstehung des Hoftüpfels auf Sanio's Standpunkt[4]; was das Offen- oder Geschlossensein des Tüpfels betrifft, enthält er sich einer bestimmten Aussage.

Ich habe bei Gelegenheit einer vergleichend anatomischen Untersuchung des Coniferenholzes eine beträchtliche Zahl durchschnittener Hoftüpfel gesehen und bin durch die Beobachtung der fertigen Zustände keineswegs in Stand gesetzt worden, mich einer der vorhin erwähnten Ansichten mit Bestimmtheit anzuschliessen. Ich fand die Tüpfel offen, oder durch eine mitten durch den Linsenraum gehende Membran in zwei gleichwerthige Hälften

[1] Lehrbuch der allgem. Bot. 4. Aufl., pag. 24.

[2] Vergl. Anatomie, pag. 168.

[3] Anatomie, pag. 31—44.

[4] Handbuch der allgem. Bot., p. 29.

getheilt oder (was mir am häufigsten unterkam) die Tüpfel waren beiderseits an der Mündung des Tüpfelcanals in den Linsenraum durch eine allerdings sehr zarte Membran geschlossen. Während die ersteren Fälle den neueren Ansichten entsprechen, hätte im zuletzt angeführten eine von H. v. Mohl ausgesprochene, heute gar nicht mehr in Erwägung gezogene Anschauung über den Bau des Tüpfels ihre Berechtigung.

Um mir nun über diese, jedenfalls complicirten Verhältnisse Klarheit zu verschaffen, entschloss ich mich, die Entwicklung der Hoftüpfel der Coniferen von Neuem zu studiren und theile in dem zweiten Abschnitte dieser Abhandlung meine diesbezüglichen Beobachtungen mit. Der erste Abschnitt ist einer nach Möglichkeit vollständigen historischen Darstellung der Tüpfelfrage gewidmet; derselbe hat vielleicht einen grösseren Umfang erreicht, als er für eine Detailuntersuchung passend erscheint; doch bei dem Mangel einer ausführlichen historischen Darlegung der Tüpfelfrage, hielt ich es für nicht uninteressant, sämmtliche bekannte Ansichten über Bau und Entstehung der Hoftüpfel zu besprechen.[1] Weiter war es nur bei solcher Behandlung des Stoffes möglich, unter den so verschiedenartigen Deutungen und Ansichten dasjenige herauszufinden, was auf thatsächlicher Beobachtung beruht und von dem zu sichten, was den Grund zu den irrthümlichen Vorstellungen legte; schliesslich lässt sich aber auch noch zeigen, dass von so manchem Beobachter Thatsachen aufgefunden wurden, welche bei weiterer Verfolgung und bei vorurtheilsfreier Betrachtung zu einer definitiven Lösung der Streitfragen geführt hätten. Ich bemerke hier jedoch, dass ich mich in dem ersten Abschnitte jeder Kritik der einen oder der anderen Ansicht absichtlich enthalten habe, um nicht der Darstellung meiner eigenen Beobachtungen vorzugreifen.

Im Anschlusse an diese einleitenden Bemerkungen fühle ich mich verpflichtet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Julius Wiesner für die reichliche und thatkräftige Unter-

---

[1] In Sanio's letzter Arbeit „Über die Anatomie der gem. Kiefer". (Pringsheim's Jahrb. IX. Bd.) findet sich allerdings eine historische Darstellung der Tüpfelfrage vor, doch ist dieselbe unvollständig und auch im Einzelnen lückenhaft.

stützung, mit der er mir bei Durchführung dieser Arbeit zur Seite stand, meinen innigsten und aufrichtigsten Dank auszusprechen.

---

M. Malpighi war der Erste, welcher die Hoftüpfel gesehen hat; er beschreibt sie als rundliche Anschwellungen, *„tumores subrotundos“*, welche den Holzzellen der Coniferen ein eigenthümliches Aussehen verleihen, (tam frequentes sunt, ut tota ligni compages his solis componi videatur).[1]

Leeuwenhoeck entdeckte in der Mitte dieser Anschwellungen den inneren Ring und die grössere Helligkeit des von letzteren eingeschlossenen Raumes (die helle Stelle im Hofe, welche dem Tüpfelcanal entspricht),[2] hielt aber die ganze Bildung für Harzkügelchen in der Höhlung der Zellen.[3]

Malpighi's Ansicht, dass die Hoftüpfel kreisförmig begrenzte Erhebungen der Zellwand nach aussen seien, wurde lange Zeit festgehalten; so folgten noch Treviranus[4] und Moldenhawer[5] vollends der von Malpighi gegebenen Erklärung. Treviranus bezeichnet diese Erhebungen als geschlossen; Moldenhawer hingegen erklärt sie in ihrer Mitte durchbohrt; er nannte daher jene Elemente des Coniferenholzes, für welche diese Bildungen charakteristisch sind, poröse Gefässe.

Moldenhawer's Angabe, dass die Tüpfel Öffnungen in der Zellwand, versehen mit einem kreisförmigen Rande (Hofe) seien, wurde von Mirbel,[6] Sprengel[7] und Kieser[8] bestätigt; was die Entstehung des Hofes betrifft, so blieben die genannten Forscher mit Ausnahme Kieser's der alten Vorstellung Malpighi's

---

[1] Opera omnia, Lugdani Batavorum 1687 (teste Sanio).

[2] Arcana naturae, Lugd. Bot. 1722, pag. 293 (teste Mohl.)

[3] Meyen hingegen führt an (System d. Pflanzenphys., pag. 83); Leeuwenhoeck hätte die kleineren Kreise, welche um den Mittelpunkt der grösseren Kreise stehen, für Poren erklärt. (Arc. nat. det. Delph. p. 60.)

[4] Vom inwendigen Bau der Gew. 1806, pag. 58. Physiol. der Gew. pag. 114.

[5] Beitr. z. Anatomie d. Pflz.. 1812, pag. 288.

[6] Traité d'Anatomie et Phys. végét. T. I. p. 13.

[7] Anleitung z. Kenntn. d. Gew. 2. Ausg. I. pag. 20, Taf. VII, Fig. 37.

[8] Mémoire sur l'organisation des plantes 1812, pag. 302.

treu. Kieser bringt in seiner Phytotomie Tüpfelräume zur Ansicht, welche durch das Auseinanderweichen der Membranen zweier Nachbarzellen entstanden sind; in der Mitte des Tüpfelraumes befindet sich beiderseits eine Öffnung. Kieser hat also jedenfalls zuerst die ganz richtige Beobachtung gemacht, dass der Hoftüpfel nicht durch eine Erhebung der Zellwand nach aussen, sondern vielmehr durch einen ähnlichen Vorgang nach dem Innern der Zelle zu zu Stande kommt.

Leider ist die diesbezügliche Stelle des Textes in Kieser's Phytotomie ziemlich unklar, so dass man sich über dessen wahre Vorstellung kein bestimmtes Urtheil bilden kann. Es heisst dort nämlich: „Auf einem parallel mit Mark und Rinde geführten Verticalschnitte sieht man bei den grösseren Tannenhölzern da, wo sich Poren befinden, die getrennte doppelte Membran der Zellen und die dazwischen liegenden quergeschnittenen Poren als kleine, dunkle, verticale, länglich-ovale Körper. Die Poren liegen also auf der Membran der Zellen und nicht in derselben, auch ist die Öffnung der Mittelpunkte nicht erhaben.“ [1] Einen ähnlichen Bau der Holzzellen beschreibt Kieser auch für *Gingko* und *Ephedra*; bei letzterer wurde jedoch von ihm der Hof übersehen.

Das charakteristische Bild, welches die Hoftüpfel im Tangentialschnitte darbieten, veranlasste offenbar C. Schulz diese für durchschnittene Markstrahlenzellen zu erklären; [2] dasselbe that auch Link; von diesem Forscher werden die Tüpfel als kugelförmige Zellen beschrieben, welche den Holzzellen aufliegen und mit einer klümperigen Masse erfüllt sind. [3] Später schliesst sich Link Kieser's Anschauung an und bezeichnet die Hoftüpfel als Poren. [4]

Alle bis jetzt angeführten Angaben über die Hoftüpfel sind im Grunde nur vorübergehende Bemerkungen, welche von den

---

[1] Phytotomie 1815, p. 113.

[2] Die Natur der lebenden Pflanze, pag. 457—560.

[3] Elem. phil. bot. 1834, pag. 80.

[4] Philos. bot. 1836, pag. 181; gleichfalls als Poren, versehen mit einem kreisförmigen Rande, wurden die Tüpfel gedeutet von Adolph Brongniart (Organis. d. Cycad. Ann. d. sc. nat. T. XVI.) und von Witham (The int. struct. foss veget. Edinb. 1833, p. 21).

einzelnen Forschern bei Besprechung des Baues des Holzes in ihren Handbüchern gemacht wurden; eine Detailuntersuchung, die neben den fertigen Zuständen auch jüngere Entwicklungsstadien berücksichtigt, suchen wir in diesem Zeitraume vergebens. Erst H. v. Mohl beschäftigte sich mit der Tüpfelfrage in eingehender Weise; er machte der Erste die Tüpfel zum Gegenstand einer Specialuntersuchung.[1] Auf Grund seiner zahlreichen Beobachtungen stellte Mohl eine neue Ansicht über Bau und Entstehung der Hoftüpfel auf, an welcher er in allen seinen Schriften trotz mannigfach erhobener Einwürfe festhielt, im Gegensatze zu vielen anderen Forschern, welche, sobald irgend eine neue Beobachtung über die Tüpfel bekannt wurde, auch schon ihre Ansicht über deren Bau änderten. Nach Mohl entsteht der Tüpfel durch ein Auseinandertreten der Zellwände; „dieses Auseinandertreten findet nur innerhalb eines genau begrenzten Kreises statt, wodurch, wenn man die Zelle von der Fläche ansieht, der die sogenannte Pore umgebende Hof gebildet wird. In der Mitte dieses Kreises nun verdünnt sich die Zellwand plötzlich so, dass nur eine äusserst feine Membran übrig bleibt und diese verdünnte Stelle bildet den von Moldenhawer und Kieser für eine Öffnung gehaltenen inneren Kreis.“[2] Von der Existenz dieser feinen Membran überzeugte sich Mohl allerdings nur durch schiefe, in einen Winkel von 45° gegen die Achse geführte Schnitte und erklärt ihr Nichtvorhandensein durch ein von dem Messer herbeigeführtes Losreissen von der festeren Umgebung. Mohl's Vorstellung über die Entstehung des Hofes stimmt mit jener von Kieser vollständig überein; beide Forscher nehmen ein Auseinandertreten der Zellwände an; der hierdurch gebildete Intercellularraum ist nach Mohl geschlossen, nach Kieser hingegen beiderseits offen. (Fig. 1 stellt Hoftüpfel im Durchschnitte nach Mohl dar.) Über die Entwicklung der Tüpfel macht Mohl nur unvollständige Angaben: an den Holzzellen der Coniferen fehlen in der frühesten Jugend die Tüpfel, mit zunehmendem Alter werden Ringe von der Grösse der vollständig ausgebildeten Tüpfel sicht-

[1] Über die Poren des Pflanzenzellgewebes 1828; s. auch Pflanzenzelle, pag. 182. Vermischte Schriften. Über den Bau der getüpfelten Gefässe.

[2] Über die Poren d. Pfl., pag. 17.

bar; anfangs sind diese Ringe undeutlich, treten aber allmälig immer deutlicher hervor; später tritt auch der innere Kreis, doch nur leise angedeutet, auf; erst mit beginnender Verdickung der Membran erreichen die Tüpfel ihre vollständige Ausbildung.[1]

Der Schwerpunkt dieser soeben kurz besprochenen Ansicht von Mohl lag in dem beiderseitigen Verschlusse des Hoftüpfels; damit stand Mohl im Gegensatze zu Moldenhawer und Kieser und auch unter den Phytotomen, welche sich bald nach Mohl's Arbeit „über die Poren" mit den Tüpfeln beschäftigen, gab es Einige, welche der Mohl'schen Vorstellung durchaus nicht beipflichten wollten. Insbesonders war es Th. Hartig, welcher mit starrer Consequenz den Tüpfelraum für offen erklärte; sein Widerspruch fand jedoch nicht viel Berücksichtigung, vielleicht desshalb, weil er an eine zu eigenartige Vorstellung über den Bau des Hoftüpfels geknüpft war. Hartig hielt nämlich — 15 Jahre nach Mohl's Arbeit — die Tüpfel für drüsige Organe, welche als Kugelabschnitte mit ihren Schnittflächen der Zellmembran aufsitzen und in der Mitte durchbohrt sind.[2] Da die ganze Bildung mehr oder wenig die Gestalt eines Trichters besitzt, nannte Hartig die Tüpfel auch Trichterporen. Später gab Hartig diese Ansicht von dem vollkommenen Offensein des Tüpfelraumes auf[3] und erklärte letzteren nur auf einer Seite offen, auf der andern Seite durch die Ptychode geschlossen.

Die Tüpfelbildung ist nach Hartig's neuerer Anschauung das Resultat einer linsenförmigen Erweiterung der Ptychode einer von zwei benachbarten Holzzellen. An den einseitigen Verschluss des Tüpfelraumes hielt Hartig auch späterhin fest, ungeachtet der gegentheiligen Behauptungen von Schacht und Sanio; bezüglich der Entstehungsweise des Hofes jedoch änderte er noch einmal seine Ansicht, worauf ich weiter unten zu sprechen kommen werde.

Hartig's ältere Vorstellung, dass die Tüpfel Drüsenorgane seien, wurde noch von Lindley und Guillemin getheit; nach

---

[1] L. c. pag. 34.

[2] Über die Verwandlung der polycotyledonischen Pflanzenzellen. pag. 12—15.

[3] Beiträge zur Entwicklungsgesch. d. Pfl. 1843, pag. 17 (teste Meyen)

Ersterem sitzen die Tüpfel den Seiten der Zellen auf,[1] nach Letzterem sind sie von der Zelle eingeschlossen und dienen der Secretion des Harzes.[2]

Mohl's Angabe über den doppelten Verschluss des Tüpfelraumes wurde auch von Valentin bestritten. Dieser dachte sich übrigens den Hoftüpfel ganz anders gebaut und den Tüpfelraum auf andere Weise entstanden, als Mohl und Hartig angegeben hatten.[3]

Nach Valentin erscheint ein jeder Tüpfel im Querschnitt als ein ziemlich gleichmässiger Canal (Poruscanal), der sich nach aussen plötzlich in einen dreieckigen Raum erweitert. Dieser dreieckige Raum bildet den Hof des Tüpfels und ist durch eine feine Membran geschlossen, welche Valentin die erste und ursprügliche Schlauchhaut der Zellen nennt, während die übrigen Schichten er als Verholzungsschichten bezeichnet. Es ist klar, dass Valentin's feine Schlussmembran identisch ist mit der von späteren Beobachtern so vielfach genannten Scheidewand des Hoftüpfels (Fortsetzung der Mittellamelle), dieselbe wurde von Mohl übersehen; es gebührt mithin Valentin unstreitig das Verdienst, zuerst auf deren Vorhandensein aufmerksam gemacht zu haben. Valentin's Beobachtung blieb von den meisten Forschern unberücksichtigt und wurde ihr keine weitere Bedeutung beigelegt. Meyen erwähnt ihrer wohl, erklärt sie aber entschieden für unrichtig; nur Sanio beruft sich auf Valentin und führt die von Letzterem gefundene Thatsache als Beleg für die Richtigkeit seiner eigenen Beobachtungen an. Schacht scheint Valentin's Auffindung nicht gekannt zu haben, er hätte sie im gegentheiligen Falle gewiss irgendwo um so mehr erwähnt, als seine neuere Vorstellung über den Bau der Hoftüpfels der von Valentin ausgesprochenen Ansicht ziemlich nahe kommt.

Meyen hielt anfangs gleich Bernhardi die Tüpfel für Stücke einer zerfallenen Spiralfaser;[4] später folgte er ganz Mohl's Ansicht, der zufolge der Tüpfelraum durch das Ausein-

---

[1] Introduction to bot. pag. 16.

[2] Mém. sur les effets de l'enlévement etc. etc.: L'Institut, Nr. 88, pag. 10.

[3] Repertorium für Anatomie und Phys. I. Berl. 1836, pag. 81.

[4] Phytotomie, pag. 227.

andertreten der Zellwände entsteht.[1] Dieses Auseinandertreten geschieht nach Meyen dadurch, „dass sich das scheibenförmige Stückchen der Zellwand, welches durch den äusseren Hof begrenzt wird, nach dem Lumen der Zelle zu gewölbt hat.“

Mohl's Vorstellung, dass der Tüpfelraum beiderseits geschlossen sei, fand auch einen Gegner in Unger[2]. Für die ersten Jugendzustände der Tüpfel gibt Unger allerdings zu, dass letztere durch die primären Membranen der auf einander stossenden Zellwände einen doppelten Verschluss erhalten; sobald aber durch Ablagerung der Verdickungsschichten der Tüpfelcanal gebildet wird, werden die die Tüpfelöffnungen verschliessenden Membranen resorbirt und es wird eine offene Communication zwischen den benachbarten Zellen hergestellt. Einige Jahre später kehrte Unger zu der unveränderten Mohl'schen Ansicht zurück.[3] In seinen Grundlinien änderte Unger abermals seine Anschauung über den Bau des Hoftüpfels und schliesst sich hier in dieser Frage ganz der später zu entwickelnden Ansicht von Schacht und Dippel an.[4]

Göppert theilt bezüglich der Entstehung der Tüpfelraumes Mohl's Meinung; was den Verschluss des Tüpfels betrifft, so hat er allerdings in einigen Fällen eine Durchbohrung der primären Membranen beobachtet, doch sieht er dieses Vorkommen nur als Ausnahme, durchaus nicht als Regel an.[5]

Ganz verschiedene Angaben über die Entstehung und den Bau der Tüpfel machte Trecul.[6] Nach diesem sehr sorgfältigen Beobachter besteht die fertige Holzzellwand aus drei unter einander differenten Schichten, einer äusseren (Hartig's Eustathe), einer inneren (Ptychode) und einer mittleren (Astathe). Die verschiedenen secundären Verdickungsformen, mithin auch die Tüpfel, gehören der mittleren Schichte an. Die ersten Tüpfel-

[1] System der Pflanzenphysiol. 1837, pag. 84—92.

[2] Bot. Zeitung 1847, pag. 253.

[3] Anatomie u. Physiol. 1855, pag. 152.

[4] Grundlinien der Anatomie 1866, pag. 48.

[5] Monographie der fossilen Coniferen, pag. 45.

[6] Formations secondaires dans les cellules végétales, pag. 273—349 Annales des sciences nat. 1854.

anlagen erscheinen an den radialen Wänden der jungen Holzzellen als ziemlich breite, von doppelten Kreisen umgebene Scheiben, welche mit einer granulirten Substanz erfüllt sind (matière qui contient des granulations en suspension, p. 342) (Fig. 2, *a*). Diese Körnchen rühren von einem Zerfall der mittleren Schichte her, welche an den bezeichneten Stellen schliesslich ganz resorbirt wird. Hierdurch entstehen Höhlungen in der Zellwand: die Anlagen der Tüpfelcanäle. Diese werden weiter dadurch ausgebildet, dass die Ptychode sich an die die Höhlung begrenzenden Astatheschichten anlegt. Der Tüpfelraum selbst entsteht durch eine Spaltung der primären Membran, und ist gleich von Anfang an mit Luft gefüllt (une matière d'apparence gazeuse); an der Mündungsstelle des Tüpfelcanals in den Hof tritt später ebenfalls eine Resorption der primären Membran ein. Die Tüpfel sind also offen, eine Verschlussmembran existirt nicht (Fig. 3).

Trecul's Beobachtungen hatten dasselbe Schicksal wie jene von Valentin; sie wurden von späteren Forschern, die sich mit der Tüpfelfrage beschäftigten, entweder gar nicht berücksichtigt oder, wenn dies geschah, so wurde ihnen nicht jene Anerkennung zu Theil, welche sie in der That verdienen. Denn Trecul gebührt das Verdienst, ausser der Auffindung einiger neuen Thatsachen bezüglich des Baues der Hoftüpfel, auch noch der Erste den Versuch gemacht zu haben, die Entwicklung der Tüpfel von ihrer ersten Anlage an zu studiren.

Nur auf dem Wege der Entwicklungsgeschichte konnte die Frage nach dem Bau des Hoftüpfels eine definitive und richtige Lösung erfahren; Trecul hatte allerdings, ebenso auch Hartig, diesen Weg eingeschlagen, das Ziel hat jedoch keiner von beiden erreicht. Der Grund liegt wohl vorzugsweise in den irrthümlichen Vorstellungen beider Forscher über den Bau der Zellwand und dann vielleicht auch darin, dass keiner von ihnen den ganzen Entwicklungsgang des Tüpfels Schritt für Schritt verfolgte; es kamen nur einzelne Entwicklungsstadien zur Beobachtung. Ein richtiges Totalbild der Entstehung des Tüpfels konnte auf diese Weise nicht gewonnen werden. Dass diese unvollständigen Beobachtungen aber auch dann Veranlassung zu einem so weitgehenden Divergiren der einzelnen Ansichten gegeben, ist selbstverständlich.

Wie aus dem Vorhergehenden ersichtlich ist, waren es vorzugsweise zwei Fragen, welche, ungeachtet der eifrigsten Untersuchung, nicht mit Bestimmtheit beantwortet werden konnten; nämlich 1. wie entsteht der Hof und 2. ist der fertige Tüpfel offen oder geschlossen? Diese beiden Fragen beschäftigten nun die jüngeren Phytotomen; in wie weit ihnen eine richtige Lösung gelang oder nicht gelang, lehrt die nun folgende Erörterung. Bevor ich jedoch zur Besprechung der neueren Arbeiten übergehe, will ich nur mit wenigen Worten die wichtigsten bisher aufgestellten Ansichten über die Tüpfel skizziren: Mohl liess den Tüpfelraum durch das Auseinandertreten der Zellwände entstehen; der Tüpfel ist stets beiderseits geschlossen. Hartig hält den Tüpfel für das Resultat der linsenförmigen Erweiterung der Ptychode, diese verschliesst den Tüpfelraum auf einer Seite. Nach Valentin erweitert sich der Tüpfelcanal nach aussen in einen dreieckigen Raum, welcher durch eine feine Membran geschlossen wird; und Trecul schliesslich erklärt wieder den Tüpfel beiderseits für offen, der Hof entsteht durch eine Spaltung der primären Membran, der Tüpfelcanal aber durch Zerfall und Resorption der Verdickungsschichten. Diese vielfache Verschiedenheit der Ansichten bewog nun Schacht die Frage von Neuem zu untersuchen, und den Bau des Tüpfels endlich einmal festzustellen, doch auch dieser vorzügliche Beobachter konnte anfangs nichts Bestimmtes aussagen.

In den Schriften vor 1859 lässt es Schacht unentschieden, ob der Tüpfel eine selbstständige Zelle ist, oder ob derselbe wie bei der Conjugation der Spirogyra durch eine Verschmelzung der Innenumkleidung zweier Zellen zu Stande kommt. [1] Bei seinem Entstehen ist der Tüpfelraum mit einer wässerigen, körnige Stoffe enthaltenden Flüssigkeit erfüllt; er ist früher vorhanden als der Porencanal und später mit Luft gefüllt (während Schleiden ihn sich von Anfang mit Luft erfüllt denkt[1]).[2]

Die Innenwand des Tüpfelraumes ist mit einer eigenen, aus Zellstoff bestehenden Membran ausgekleidet, welche Schacht

[1] Anatomie und Physiologie, pag. 230—232; pag. 240. Pflanzenzelle pag. 19; pag. 195—196.

[2] Grundzüge der wissensch. Botanik, pag. 232. Im Übrigen folgt Schleiden ganz der Auffassung von Mohl.

vorzugsweise an einem fossilen Leguminosenholz vorgefunden hat. Die Beobachtungen an letzteren sowie an verkieselten Coniferenhölzern bestimmten Schacht die zweite der eben angeführten Entstehungsweisen des Tüpfelraumes als wahrscheinlich hinzustellen; „der Hof wäre alsdann eine linsenförmige Erweiterung der primären Zellwand an der Vereinigungsstelle, welche von beiden Seiten her durch eine Verdickungsschicht verschlossen ward".

Von der Unhaltbarkeit seiner Vorstellung überzeugt, erneuerte Schacht bald die Untersuchungen über diesen Gegenstand, auf Grund welcher er eine andere Ansicht über die Entstehung der Hoftüpfel sich bildete, eine Ansicht, welcher eine grosse Zahl seiner Fachgenossen zustimmten und die noch heute von vielen Anatomen als die einzig richtige angesehen wird.[1] Schacht's neuerer Angabe zufolge entsteht der Hof durch das in Form einer Ringfalte stattfindende Einwärtsschlagen der Verdickungsschichten nach innen. Die primäre Membran ist an diesem Vorgange gar nicht betheiligt; sie trennt anfangs den Hof in zwei Hälften, erst später wird sie resorbirt, so dass eine offene Verbindung der beiden Zellen hergestellt ist. „Der Hoftüpfel besteht demnach aus zwei Porencanälen mit erweitertem Grunde, deren Scheidewand verschwindet, sobald die Zellen ihren Saft verlieren." Den Mangel einer Scheidewand am fertigen Tüpfel bewies Schacht durch gute Querschnitte, sowie durch Injectionsversuche mit geschmolzenem Stearin, in welches Carmin fein vertheilt wurde. Über das Auftreten des Tüpfelraumes bemerkt Schacht, dass jener sich nur zwischen gleichwerthigen und auf einer gleichen Entwicklungsstufe befindlichen Elementen des Holzes vorfindet, also nur zwischen Gefäss und Gefässzellen, Holz und Holzzellen, Gefäss und Holzzellen, welche in gleichem Grade verdickt sind, und zu gleicher Zeit ihren Zellsaft verlieren. Aus der Entwicklungsgeschichte führt Schacht ausser des schon Erwähnten noch an, dass die Tüpfel nur an jungen Holzzellen, die sich soeben aus dem Cambium differenzirt haben und deren Wände noch nicht verholzt sind, angelegt werden.

---

[1] De maculis in plantarum vasis cellulisque lignosis obviis, Bonnae 1868; Bot. Zeitg. 1859, pag. 238.

Schacht's Ansicht wurde noch im selben Jahre, in welchem sie veröffentlicht wurde, von Sanio heftig angegriffen.[1] Sanio stand damals bezüglich des Entstehens des Tüpfelraumes noch vollständig auf Mohl's Standpunkt und vertheidigt diesen mit Entschiedenheit Schacht gegenüber. „Der behöfte Tüpfel entsteht durch das partielle Auseinanderweichen der primären Membran und der dadurch gebildete Hohlraum stellt den Hof dar.“[2] Auf diesen Hof geht durch die Verdickungsschichten je ein zusammengepresster trichterförmiger Porencanal, welcher anfänglich vom Hof durch die primäre Membran getrennt ist. Diese verschwindet später, so dass eine offene Communication zweier benachbarter Zellen hergestellt wird. Durch letztere Angabe nähert sich Sanio an Schacht's Auffassung, allerdings mit dem Unterschiede, dass er sich das Offenwerden durch die Resorption zweier Verschlussmembranen erklärt. Bezüglich der von Schacht früher festgehaltenen Cellulosemembran des Tüpfelraumes behauptet Sanio, dass diese nichts Anderes sein kann, als die primäre Membran selbst (l. c. pag. 197). Schacht hätte letztere also gesehen, aber falsch gedeutet.

Die Richtigkeit von Schacht's Vorstellung vorausgesetzt, müsste der erste Anfang eines behöften Tüpfels damit beginnen, dass die Verdickungsschichten an der Stelle, wo der Tüpfel angelegt wird, eine Öffnung zeigen, welche dem grössten Durchmesser des Hofes gleich ist; die darauf folgenden Schichten müssten nun nach einander kleinere Öffnungen bilden, bis schliesslich eine Schichte jene Grösse der Öffnung bemerken liesse, welche beim Eintritt des Tüpfelcanals in den Hof vorhanden ist. Schliesslich würden die noch folgenden Verdickungsschichten den Tüpfelcanal selbst bilden. Wenn nun der Zeitpunkt eingetreten ist, wo sich jene Schichte gebildet hat, welche das Einmünden des Tüpfelcanals in den Hof markirt, so muss die Dicke der Zellwand bedeutend zugenommen haben und zwar um so viel, als die Wölbung des Hofes nach innen vorspringt. „Statt dessen“, entgegnet Sanio, „sieht man, dass nach der Bildung des Hofes die Wände noch sehr dünn sind, und dass die den Hof umschliessen-

---

[1] Bot. Zeitung 1860.

[2] L. c. pag. 196.

den Wandungen noch einmal so dünn sind, als das Stück, wo sie vereinigt sind, weil sie eben durch Trennung der sonst vereinigten Blätter entstanden sind."

Im Radialschnitt erscheint die erste Anlage des behöften Tüpfel als Kreis, innerhalb desselben sind nach Schacht zuerst grössere, dann immer kleiner werdende Kreise zu sehen; Sanio will hingegen innerhalb des ersten grossen Kreises nur einen kleinen beobachtet haben, welcher der ersten secundären Ablagerung entspricht. Weiter, meint Sanio, von dem Vorhandensein einer doppelten Verschlussmembran ausgehend, man müsse mit Schacht annehmen, eine der Verdickungsschichten sei an dieser Stelle undurchbohrt geblieben, eine Annahme, welche er für unstatthaft hält, da sonst die Porencanäle, wenn auch in den einzelnen Verdickungsschichten ihre Form wechselt, stets continuirlich durch alle Schichten gehen.

Schacht hatte auf Sanio's Einwände nicht mehr geantwortet; zum Theil suchte diese Dippel zu entkräften, welcher Forscher beinahe zur selben Zeit sich eingehend mit der Tüpfelfrage beschäftigte und bei seinen Untersuchungen von Schacht's Ansicht ausging, dass der behöfte Tüpfel nichts Anderes als eine Pore mit erweitertem Grunde sei.[1] Das Zustandekommen dieser Pore dachte sich Dippel doch nicht so einfach wie Schacht es angab. Die erste Anlage des Tüpfels ist nach Dippel in einer Einfaltung der primären Membran zu suchen (Fig. 4, *p*); die weitere Ausbildung erlangt der Tüpfel theils durch die Ausdehnung der Einfaltungen (Spitzenwachsthum derselben), theils durch die Ablagerung der Verdickungsschichten, welche auch die innere Wand des Tüpfelraumes auskleiden (Fig. 4, *r*), die anfangs vorhandene, aus den primären Wänden bestehende Scheidewand (Fig. 4, *p'*) wird aufgelöst, sobald die Zellen mit Luft erfüllt werden; führen sie stets einen wässerigen Inhalt, so bleibt auch die Scheidewand erhalten. Während also Schacht das Zustandekommen des Tüpfels bloss dem einseitigen Wachsthum der Verdickungsschichten zuschrieb, nehmen nach Dippel auch die primären Membranen daran Antheil, indem diese durch Einfaltung gewissermassen den An-

[1] Bot. Zeitung 1860.

stoss zur Bildung des äusseren Hofes geben, und durch Wachsthum der Falten auch zur weiteren Entwicklung des Linsenraumes etwas beitragen; vollends wird letzterer aber erst durch die Verdickungsschichten ausgebildet, und jene innerste, den Tüpfelraum auskleidende, deutlich differenzirte Schichte, welche von Schacht als eine selbstständige Cellulosemembran, von Sanio als die getrennte primäre Membran gedeutet wurde, erklärt Dippel als die jüngste Verdickungsschichte (l. c. pag. 331). Nach Dippel wäre mithin der Tüpfelraum erst dann vollkommen ausgebildet, wenn die Zellwand ihr Dickenwachsthum vollendet hat.

Gegen Sanio macht Dippel geltend, dass dieser, durch schlechte Schnitte irregeführt, zu seiner Vorstellung über den Bau des Tüpfels gekommen ist; dort, wo Sanio den Tüpfelraum beiderseits geschlossen fand, habe er entweder den Tüpfel unterhalb des Porus durchschnitten, oder, wenn auch der Schnitt durch den Porus geführt wurde, so hätte sich Sanio durch entsprechend regulirte Einstellung des Objectivs überzeugen können, dass diese scheinbare Verschlussmembran unterhalb des durchschnittenen Porencanals liegt, und der Begrenzungskante der in den Tüpfelraum führenden Öffnung angehört.

Dippel erwähnt in seiner Arbeit auch der in dem Wurzelholze von *Pinus silv.* ziemlich häufig vorkommenden, von einem gemeinschaftlichen Hofe umgebenen Doppeltüpfel (l. c. pag. 330). Deren Entstehung stellt sich Dippel folgendermassen vor: zuerst wird der äussere Hof durch Faltung der primären Membran angelegt; dann folgen die beiden inneren Tüpfel, welche zu voller Ausbildung gelangen, während der äussere Hof in seiner Entwicklung stehen geblieben ist. Leider fügt Dippel diesem Entwicklungsgang keine Abbildung bei, welche die thatsächlichen Beobachtung veranschaulichen soll. Es hätte schon ein tangentialer Durchschnitt durch einen ausgebildeten Doppeltüpfel Einiges zur Aufklärung beigetragen.

Wie schon früher bemerkt wurde (pag. 35), hatte auch Hartig das Offensein des Hoftüpfels consequent geleugnet. Hartig hielt seinen Widerspruch aufrecht, und suchte neben entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen auch chemische und physi-

kalische Beweise für die Richtigkeit seiner Angaben beizubringen.[1] Nebenbei verliess er seine bisherige Ansicht über die Entstehung des Tüpfelraumes; in seiner Abhandlung: „Über die Schliesshaut des Nadelholztüpfels" theilte er Beobachtungen mit, auf Grund welcher er sich eine ganz neue — die dritte — Vorstellung über die Entwicklung des Hoftüpfels bildete.

Dort, wo ein Tüpfelraum entsteht, legen sich nach Hartig's neuester Ansicht die Ptychodeschläuche zweier Nachbarzellen in gleich grossen, genau gegenüber stehenden Kreisflächen an die Zellwand, nachdem sich vorher an der jungen Wand einfache Tüpfel gebildet hatten (Fig. 5, *k*). In ähnlicher Weise, wie bei der Copulation der Spirogyren, wird nun an den bezeichneten Stellen die primäre Zellwand resorbirt, so dass von nun an dort die Scheidewand zwischen den Nachbarzellen allein durch Zellhäute (Ptychodehäute) gebildet wird. In der Flächenansicht stellt der Tüpfel eine Kreisfläche dar, deren granulirte Beschaffenheit den Ursprung aus den Ptychodeschläuchen zu erkennen gibt. Nun rücken in Folge gesteigerten Flächenwachsthums die der bezeichneten Kreisfläche benachbarten Celluloseschichten beiderseits vor, eine ringförmige Falte bildend, und den Linsenraum bis auf eine kleine Öffnung verschliessend (Fig. 6, 7). Anfangs ist der Tüpfelraum durch die Schliesshaut (die beiden Ptychodeschläuche) in zwei gleiche Hälften getheilt; erst später, wenn der Ptychodeschlauch in die secundäre Zellwand übergeht, wird die Schliesshaut nach einer Seite hingedrängt, die beiden Ptychodehäute verschmelzen und verschliessen die innere Öffnung des einen Tüpfelcanals (Fig. 8, *t*).

Einige Jahre später veröffentlichte Hartig eine Arbeit über den Bau der Holzzellwand[2] und kommt daselbst nochmals auf die Entstehung der Hoftüpfel zu sprechen. Er geht hierbei von demselben Gedanken aus, den er schon früher festgehalten hatte, nämlich: die Tüpfelbildung mit einem der Copulation der Spirogyen ähnlichen Vorgang in Zusammenhang zu bringen. (Resorption der primären Membran, Vereinigung der beiden Ptychodeschläuche.)

---

[1] Bot. Zeitg. 1862, pag. 107; 1863, pag. 293.

[2] Über die Entwicklungsfolge und den Bau der Holzfaserwandung. Sitzber. d. k. A. d. W. 61. Bd., Wien 1870.

Während er aber früher die Entstehung des Hofes auf gesteigertes Flächenwachsthum der Verdickungsschichten zurückführt, nimmt er jetzt an, dass der Hof nur von der primären Membran gebildet wird, bevor noch überhaupt Verdickungsschichten aufgetreten sind; letztere bedingen dann nur die Verlängerung des Tüpfelcanales.

Hartig stand mit seiner Ansicht über die Entstehung des Hoftüpfels ganz allein; von Niemand wurde sie weiter berücksichtigt und wenn sie überhaupt näher kennen gelernt wurde, so mass man ihr nur historischen Werth bei. Einem aufmerksamen und sorgfältigen Beobachter wie Sanio es ist, konnte es jedoch nicht entgehen, dass viele von Hartig's Beobachtungen, auf welcher dieser seine Ansicht stützte, den thatsächlichen Verhältnissen wirklich entsprechen und wenn Hartig bezüglich der Tüpfelfrage in Widerspruch mit seinen Fachgenossen stand, so war dies hauptsächlich nicht Folge von unrichtiger Beobachtung, sondern von unrichtiger Deutung des von ihm Gesehenen. Sanio gab daher auch bald seine alte, gegen Schacht so heftig vertheidigte Ansicht auf, und da er sich aus leicht erklärlichen Gründen nicht für Hartig's Copulationsvorstellung erklären konnte, aber auch nicht Schacht's und Dippel's Angaben bestätigt fand, so stellte er auf Grund wiederholter Beobachtungen eine neue Ansicht über die Entstehung und den Bau des Hoftüpfels auf, in welcher er sich bezüglich wesentlicher Momente, was die Betheiligung der primären Membran an der Tüpfelbildung, den Verschluss des fertigen Tüpfels betrifft, vollständig an Hartig anschliesst.[1] Nach Sanio befindet sich zwischen den primären Wänden junger Holzzellen eine aus Cellulose bestehende, lockere Zwischensubstanz; diese verschwindet allmälig, die eigentlichen Wände treten an einander und verschmelzen zuletzt mit Ausnahme an den Stellen, wo 3 oder 4 Zellen aneinanderstossen, an welchen Orten die lockere Zwischensubstanz erhalten bleibt. Lange bevor diese Verschmelzung vollends durchgeführt ist, bemerkt man an den radialen Wänden eine partielle Verdünnung, hervorgerufen durch Resorption eines Theiles der Wand selbst, nämlich der Zwischensubstanz. Diese anfänglich gleichförmigen und gleich

[1] Anatomie der gemeinen Kiefer: Pringsheim's Jahrb. IX. Bd. 1875

dicken verdünnten Stellen, vergrössern sich zunächst durch Dehnung und werden später, kurz vor dem Auftreten des Hofes in ihrem mittleren Theile auffallend stärker verdickt. (Fig. 9, *p.*)

An den bezeichneten Orten entsteht nach Sanio erst der Hoftüpfel; die beiden Ränder der Verdünnung bilden Sanio's Primordialtüpfel. Sanio stützt diese Behauptung hauptsächlich auf den Umstand, dass auf dem Primordialtüpfel auch mehrere Hoftüpfel entstehen können. Die Art und Weise, wie dies nun vor sich geht, erklärt Sanio nicht entscheiden zu können; was er darüber angibt, sind blosse Vermuthungen. Da nun die Scheidewand des Primordialtüpfels aus den vereinigten primären Membranen besteht und die den Hof umschliessende Wandung aus dieser primären Membran sich bildet, so hält es Sanio für sehr wahrscheinlich, dass die randartig auf der Primordialtüpfelscheidewand hervortretende Hofgrenze durch vermehrtes Wachsthum der primären Membran in Richtung einer Kreislinie entsteht. Nachdem die primäre Hofmembran die Hälfte ihrer Länge erreicht hat, bildet sich die secundäre Verdickungshaut; beide Membranen, nach der Tüpfelöffnung keilförmig zugeschärft (Fig. 10 *p*, *o*), wachsen nun vereinigt weiter, bis der von ihnen umschlossene Porus die normale Grösse des Tüpfelcanals erlangt hat. Der Tüpfel wird also an seiner inneren Fläche von der primären Membran ausgekleidet; Dippel hielt diese für die jüngste Verdickungsschichte. Die Schliessmembran (Scheidewand) des Tüpfels wird nie resorbirt, bleibt vielmehr meist einseitig an die Hofwandung angelegt und ist mit dieser dann innig verbunden.

Seit Sanio's Arbeit ist ein Stillstand in der Tüpfelfrage eingetreten; die meisten Botaniker betrachteten diese als gelöst, und entschieden sich definitiv entweder für Schacht's oder für Sanio's Ansicht. In jüngster Zeit suchte man allerdings nur vom physiologischen Interesse geleitet, die Frage über das Offen- oder Geschlossensein der Hoftüpfel experimentell zu lösen. Versuche, welche in dieser Hinsicht von Wiesner [1] und später von Sachs [2] angestellt wurden, lehrten, dass die Hoftüpfel bleibend geschlossen sind.

[1] Untersuchung über die Bewegung des Imbibitionswassers etc. Sitzb. d. k. Ak. d. W. 1875, pag. 6.

[2] Über d. Porosität des Holzes; vorl. Mittheil. 1777, pag. 5.

Specialuntersuchungen über Hoftüpfel wurden nicht mehr ausgeführt. Eine Arbeit von Kreuz über Tüpfel bringt, da sie auf die Entwicklungsgeschichte und den feineren Bau gar nicht Rücksicht nimmt, nichts Neues.[1]

II. Primäre Membran, Innenhaut, Mittellamelle.

Die Holzzellwand wird an ihrer inneren Fläche von einem dünnen Häutchen ausgekleidet, welches über die Erhabenheiten der Wand hinüberzieht, in den Vertiefungen sich fortsetzt und sich durch die Löslichkeitsverhältnisse von den unter ihm liegenden Verdichtungsschichten unterscheidet. Th. Hartig hatte dieses Häutchen zuerst gesehen und aus der Ptychode entstanden erklärt, er hielt es für die primäre Membran der Holzzelle. Schacht hingegen erklärte Hartig's Ptychode für die jüngste Verdickungsschichte der Zellwand und bezeichnete sie, da sie optisch und chemisch von den übrigen Verdickungsschichten differirt, ebenfalls mit einem besonderen Namen, nämlich mit dem der Innenhaut. Unter der Innenhaut werden in wechselnder Mächtigkeit die Verdickungsschichten — secundäre Verdickungsmasse — abgelagert. Zwischen letzteren findet man an hinreichend dünnen Querschnitten ein bald mehr, bald weniger deutlich hervortretendes Netzwerk, welches sich ausser seiner optischen Differenz auch noch durch den stärkeren Grad der Verholzung und durch die Resistenz gegen gewisse Reagentien (concentrirte Schwefelsäure) von den daran sich schliessenden Verdickungsschichten abhebt.

Die älteren Anatomen, wie Schacht, v. Mohl, Unger u. A. schrieben diesem Netzwerk einen complicirten Bau zu; sie erklärten es für die durch eine Intercellularsubstanz mit einander verbundenen und durch secundäre Vorgänge zu einer homogenen Platte verschmolzenen primären Wände. Diese Vorstellung setzt das Vorhandensein einer Intercellularsubstanz zwischen den bei der Theilung einer Zelle entstandenen Tochterzellwänden, den primären Wänden der älteren Autoren voraus.

Durch Mohl's eigene Untersuchungen wurde jedoch der Begriff Intercellularsubstanz in immer enger werdende Grenzen zurückgezogen und die als solche betrachteten Theile zwischen

[1] Die gehöften Tüpfel des Xylems der Laub- und Nadelhölzer. Sitzb. k. d. Ak. d. W. 1877.

den Zellwänden als Product der Thätigkeit der Zellen selbst erkannt, und als man später an den Scheidewänden, welche in einer sich theilenden Mutterzelle auftreten, selbst mit den stärksten und besten Objectiven keineswegs zwei gesonderte Platten nachweisen konnte, gab man die alte Auffassung von der Entstehung des Netzwerkes auf, und erklärte dieses als besonders differenzirte, beiden Zellen gemeinsame Schichte der in die Dicke gewachsenen Membran.[1]

Diese Ansicht wurde von vielen Botanikern als die richtige festgehalten; zwei hervorragende Anatomen jedoch, Sanio und Dippel, erklärten sich mit ihr nicht einverstanden. Sanio unterscheidet an der fertigen Holzzellwand drei Membranen:[2]

1. Die primäre Membran, welche aus der cambialen Zellwand hervorgegangen ist; die Primärwände neben einander liegender Zellen rücken an einander und verschmelzen zuletzt zu einer homogen erscheinenden Schichte, dem Netzwerke, welches selbstständig weiterwächst und zuerst verholzt.

2. Die secundäre Ablagerung, die nicht durch chemische Umwandlung aus der Primärwand, sondern als Neubildung unter der Primärwand entsteht.

3. Die tertiäre dünne Innenauskleidung, welche nur der innerste Theil, die jüngste Schichte der secundären Membran ist und sich von dieser optisch und auch chemisch, nicht aber genetisch unterscheidet.

Dippel nimmt ebenfalls drei Membranen an der ausgebildeten Holzzellwand an:[3] 1) Primäre Wänd, identisch mit der primären Membran Sanio's. 2) Die secundäre Membran, diese entspricht Sanio's tertiärer Innenauskleidung. 3) Die tertiären Verdickungsschichten, diese sind den secundären Verdickungsschichten der Autoren und Sanio's äquivalent.

Die Verschiedenheit in den Deutungen beobachteter Thatsachen, die Gegensätze in den Beobachtungen selbst zweier so ausgezeichneter Forscher und das eigene Interesse, welches ich

---

[1] Hofmeister, Pflanzenzelle, pag. 261. Sachs, Lehrbuch 4. Aufl. pag. 24.

[2] Anatomie der gemeinen Kiefer: Pringsheim's Jahrbuch IX.

[3] Flora 1874 und Neuere Theorie über die feinere Structur der Zellhülle. Abhandl. d. Senkerl. Gesell. X. und XI. Bd.

natürlicherweise beim Studium der Entstehung der Hoftüpfel den früher erwähnten Fragen entgegenbrachte, bewog mich der Entwicklung der Holzzellwand erhöhte Aufmerksamkeit zu schenken und nachzusehen, was denn eigentlich, da ja die Richtigkeit der Beobachtungen vorausgesetzt werden musste, den Gegensatz in den Ansichten beider Forscher hervorrief.

Es ist eine von Sanio und Dippel hervorgehobene Thatsache, dass die radialen Wände in der Cambiumregion bedeutend dicker sind als die tangential gelegenen; namentlich an älteren Stämmen tritt dies Verhältniss in der auffallendsten Weise hervor. An guten Querschnitten bemerkt man, dass die radiale Wand, beiderseits von einer wohl erkennbaren, aber keineswegs mit grosser Schärfe hervortretenden Membran — der zukünftigen primären Holzzellwand Sanio's — begrenzt wird; zwischen diesen zwei Membranen lässt sich eine schwach lichtbrechende, bald homogene, bald körnige Zwischenmasse erkennen, welche optisch röthlich erscheint, mithin sehr wasserreich ist, was auch schon daraus hervorgeht, dass bei Behandlung mit concentrirter Schwefelsäure oder absolutem Alkohol die Dicke der Wand sich bedeutend verringert.

Was den chemischen Charakter dieser Zwischenmasse betrifft, so muss sie doch trotz Dippel's Widerspruch als Cellulose angesehen werden; denn sie färbt sich mit Chlorzinkjod blau, wenn auch sehr schwach, was übrigens bei ihrem grossen Wassergehalt sehr leicht erklärlich ist; und wenn die Blaufärbung bei Behandlung mit Chlorzinkjod oder Jod und Schwefelsäure ganz ausbleibt, so weist dies durchaus nicht auf ein Nichtvorhandensein von Cellulose hin; denn es ist eine wiederholt constatirte Thatsache,[1] dass in jungen, an Eiweisskörpern reichen Geweben die Cellulosereaction niemals gelingt; es ist die Cellulose mit anderen nicht näher bekannten Substanzen imprägnirt, welche das Erscheinen der Reactionen verhindern.

Bezüglich der Entstehung dieser weichen Zwischenmasse oder lockeren Zwischensubstanz, spricht Sanio die Ansicht aus,[1] sie wäre „der Rückstand der Mutterzellhäute früherer Theilungen";

[1] Solla: „Beiträge zur näheren Kenntniss der chem. u. physik. Beschaffenheit der Intercellularsubstanz". Österr. bot. Zeitschr. 1879, Nr. 11.

das Verdünnen der radialen Wandstücke beim Übergange des Cambium zum Holze erklärt Sanio durch eine allmälige Resorption der lockeren Substanz[1]; die eigentlichen Wandungen der jungen Holzzellen, die primären Wände rücken an einander und verschmelzen zuletzt. Dippel erblickt in der lockeren Zwischenmasse theilweise ein Umwandlungsproduct der nicht mehr nachzuweisenden, gar nicht aus Cellulose bestehenden cambialen Mutterzellhüllen;[2] die Zwischenmasse verschwindet allmälig bis auf einen zurückbleibenden Rest, welcher die mittlere Theilplatte der Mittellamelle darstellt. Nach Dippel besteht die Mittellamelle in ihrer ganzen Masse aus drei Theilen: „einer mittleren nicht spaltbaren, den benachbarten Zellen gemeinschaftlichen in den Macerationsflüssigkeiten löslichen Platte (Intercellularsubstanz) und den beiden primären in den genannten Reagentien nicht, dagegen gleich den übrigen Zellhülltheilen in concentrirter Schwefelsäure löslichen Zellhüllen der Nachbarzellen".[3]

Obige Ansichten von der Entstehung der lockeren Zwischenmasse würden an Sicherheit gewinnen, wenn in den radialen Wandstücken Reste der verschiedenen cambialen Zellwände aufzufinden wären; nun sucht man diese aber vergebens, die Zwischenmasse erscheint immer homogen, höchstens hie und da von Körnchen (Fig. 30, *g*) auch von kleinen Krystallen oxalsauren Kalkes durchsetzt.[4] Es stützen sich Sanio's und Dippel's Ansichten also auf keine einzige beobachtete Thatsache, sie sind vielmehr das Resultat einer — es sei erlaubt, zu sagen — etwas zu weit hergeholten Interpretation des Gesehenen.

Es ist allerdings schwierig, bei der Vorstellung, welche beide Forscher von der Scheidewandbildung bei Theilung einer Cambiumzelle haben, die Entstehung der lockeren Zwischensubstanz sich klar zu machen.

Ich erkläre den Vorgang in einfacher und, wie ich glaube, den thatsächlichen Verhältnissen entsprechenderen Weise. Ich stütze mich hierbei vorzüglich auf Strasburger's schöne Unter-

[1] L. c. pag. 63.

[2] Die neuere Theorie über die Structur der Zellhülle, pag. 52—54.

[3] L. c. pag. 45.

[4] Vergl. Solms-Laubach. Über einige geformte Vorkommnisse oxals. Kalks in lebenden Zellmembranen. Bot. Zeitung 1871.

suchungen, aus denen bekanntlich hervorgeht, dass die junge Tochterzellwand einer in Theilung begriffenen Zelle stets eine einfache, den beiden Tochterzellen gemeinsame Platte darstellt, die erst im weiteren Laufe der Entwicklung sich in zwei gesonderte Membranen differenzirt.

Untersucht man einen dünnen, durch die Cambiumregion eines einjährigen Fichten- oder Kieferzweiges geführten Quer- oder Längsschnitt, so erscheinen die radialen und tangentialen Wände durchaus als einfache, sehr zarte Membranen. Diese dünnen Wände bezeichne ich als Primärwände, welche auf der einen Seite sich zu Bastzellenwände, auf der anderen zu Holzzellwänden differenziren. Die radialen Primärwände wachsen nun unter starker Wasseraufnahme rasch in die Dicke, während die peripher gelegenen im Dickenwachsthume auffallend zurückbleiben. Die wasserreiche Substanz befindet sich in der Mitte der Wand und geht allmälig gegen das Lumen der Zelle zu in dichtere Substanz über; letztere erscheint optisch bläulich, erstere hingegen optisch röthlich. (Fig. 30, 31.) In diesem Zustande bleiben die cambialen Zellwände die Vegetationsruhe über. Unmittelbar bevor nun die Cambiumzelle zur Holz- oder Bastzelle wird, differenzirt sich in der dichten Partie der Primärwand hart an der Grenze der Hautschichte des Protoplasma, eine homogene, stark lichtbrechende, mit Chlorzinkjod sich tief bläuende Schichte, so dass die ganze Primärwand zu Beginn der Vegetationsperiode aus zwei scharf begrenzten Lamellen und einer zwischen diesen liegenden sehr wasserreichen, mehr oder weniger mächtigen Schichte besteht.[1] Alle späteren Differenzirungen der Holzzellwand gehen in dieser mittleren Schichte vor sich; als erstes Differenzirungsproduct der jungen Holzzellwand müssen aber jene beiden innersten, scharf begrenzten Membrantheile an gesehen werden, welche, da innerhalb dieser keine weiteren Zellwandtheile sich befinden, und auch nicht weiter entstehen, der von Schacht näher beschriebenen Innenhaut, oder Hartig's jüngster Ptychodenschichte oder Sanio's tertiärer Membran entsprechen.

Entweder gleichzeitig mit der Bildung der Innenhaut oder nach deren vollkommenen Ausbildung erscheint in der Mitte der

[1] Vergl. Strasburger: „Über Zellbildung und Zelltheilung". 1. Aufl. pag. 118.

Primärwand eine aus aneinandergereihten Körnchen zusammengesetzte oder eine continuirliche Linie darstellende zarte Schichte, welche anfangs mit Chlorzinkjod deutlich blau wird, bald aber, nachdem sie in die Dicke gewachsen, ihren chemischen Charakter ändert, mit Phloroglucin und Salzsäure sich roth färbt, mithin zu verholzen beginnt. Diese Schichte erweist sich schon in ihrer frühesten Jugend ziemlich resistent gegen concentrirte Schwefelsäure und ist als die Anlage des Netzwerkes — der Mittellamelle — anzusehen.

Ich habe auch primäre Wände gefunden, in denen sich nach Bildung der Innenhaut der mittlere Theil der Zwischensubstanz zuerst verdichtet hat; innerhalb dieser verdichteten Partie differenzirten sich zwei Schichten, welche durch ein schmales Band der übriggebliebenen Zwischensubstanz getrennt waren. Diese Beobachtung bestätigt Dippel's Angaben über den Bau der Mittellamelle; Dippel hat jedoch seine Beobachtung verallgemeinert und die Mittellamelle überhaupt aus drei differenten Schichten zusammengesetzt erklärt.

Mit der Ausbildung der Mittellamelle ist die Trennung der primären Wand in zwei getrennte, selbstständige Zellwände durchgeführt. Das Bild, welches eine durchschnittene Holzzelle in diesem Entwicklungszustand gewährt, ist folgendes: (Fig. 11) an die Hautschichte schliesst sich beiderseits die Innenhaut *(i)*; darüber folgt eine ziemlich breite, röthlich erscheinende Schichte *(b)* hierauf eine einzige, beiden Zellen gemeinschaftliche, im Lichtbrechungsvermögen mit der innersten Haut übereinstimmende Schichte oder auch zwei durch eine Zwischensubstanzplatte miteinander verbundene dichtere Schichten (Fig. 11 *d*). In dieser Mittelplatte differenzirt sich eine beiden Zellen gemeinsame Grenzlamelle, als ungemein zarte Schichte, welche sich in den Linsenraum des Hoftüpfels fortsetzt und daselbst mitunter stellenweise verdickt werden kann. (Fig. 12, 13 *r s* (Fig. 11 *s*.)

In der Schichte *b* geht später die Differenzirung der secundären Verdickungsschichten vor sich; hierbei verliert die Wandsubstanz nothwendigerweise Wasser und die Folge dieses Wasserverlustes ist ein Näherrücken der Innenhäute gegen die Mittellamelle, wodurch die Dicke der Wand abnimmt. Es kann allerdings in der Folge wieder eine neue Substanzaufnahme in der Wand erfolgen und eine nachherige Verdickung der Wand nach sich

ziehen; dieselbe dürfte jedoch, da um diese Zeit das Protoplasma meist aus der Holzzelle verschwunden ist, ohne dessen Mitwirkung vor sich gehen.

## III. Entwicklungsgeschichte des Hoftüpfels.

Die Anlage der Hoftüpfel findet gleichzeitig mit der Umbildung der Cambiumzelle in die Holzzelle statt; an der Wand einer vollkommen ausgebildeten Holzzelle, d. i. einer solchen Zellwand, welche bereits eine Differenz in die vorhin erwähnten Schichten aufweist, werden keine Tüpfel angelegt.

Macht man zu der Zeit, in welcher die Thätigkeit des Cambium beginnt, einen Tangentialschnitt durch die Cambiumregion des Holzes, so sieht man die durchschnittenen radialen Wände stellenweise eingeschnürt. (Fig. 14.)

Die radiale Wand erscheint durchaus homogen, aus sehr wasserreicher Substanz bestehend und keine Schichtendifferenzirung zeigend; nur gegen das Lumen der Zelle zu wird die Wandsubstanz etwas dichter. Diese Einschnürungen an den cambialen Holzwänden veranlassten Sanio eine Verdünnung der Wand an der Einschnürungsstelle, hervorgerufen durch Resorption der lockeren Zwischensubstanz, anzunehmen. In Folge dieser Resorption rücken nach Sanio die beiden äussersten cambialen Zellwände näher aneinander und verschmelzen schliesslich vollständig an den bezeichneten Stellen; letztere wachsen bald in die Fläche und sie sind die Orte, an denen die Hoftüpfel durch einen bestimmten Wachsthumsvorgang der primären Membran entstehen; Sanio bezeichnet jene Orte als Primordialtüpfel; er geht bei dieser Deutung der leicht zu beobachtenden Thatsache von der Annahme aus, dass die dicken, radialen Wandstücke aus zwei Zellwänden bestehen, zwischen welchen sich Reste der Zellhäute früherer Theilungen — die lockere Zwischensubstanz — befinden.“ Nun verhalten sich die radialen Wände bezüglich ihrer Dicke sehr ungleich; es wechseln dünne und dicke Wandstücke in regelloser Aufeinanderfolge; im Allgemeinen findet man an älteren Zweigen den Breitendurchmesser der radialen Wände sowie die Zahl der dicken Wände im Vergleiche zu den dünnen zunehmen; aber man kann auch in den Cambien derselben Zweige sehr dünne und zarte radiale

Wände beobachten; weiter überzeugt man sich leicht, dass die tangentialen Wände durchgehends dünn sind; an allen diesen dünnen Wandstücken findet man keine Einschnürungen; treten solche auf, so nimmt der Breitendurchmesser der Wand auch stellenweise zu. Nun erweisen sich sowohl dünne, als dicke Wände bei genauester Untersuchung stets als einfache Platten ohne jegliche Schichtendifferenzirung, mithin der Annahme, dass die zwei cambiale Zellen trennende Scheidewand eine einzige Wand darstellt, nichts entgegensteht; wenn man nun an älteren Cambiumzellen gewisse Wandstücke eine grössere Dicke erreichen sieht, so folgt nach obiger Annahme, dass die Zunahme des Breitendurchmessers der Wand in vermehrtem Dickenwachsthum ihren Grund hat. Dieses Dickenwachsthum beginnt endlich schon stellenweise im Cambium (einzelne radiale Wände) und findet durchgehends bei dem Übergange der Cambiumzelle in die Holzzelle statt (radiale und tangentiale Wände). Das Dickenwachsthum der Wand kann nun ein ungleichmässiges sein; an einzelnen Stellen bleiben die Wände dünn, dort erscheinen sie eingeschnürt. Wie Radialschnitte lehren, beschränkt sich die Verdünnung auf eine kreisförmige Fläche.

Dieser entspricht eine schüsselförmige Vertiefung in der Wand, welch' erstere anfangs keinen scharf abgegrenzten Rand besitzt, sondern allmälig in die verdickte Wandpartie übergeht.

Die dünn gebliebenen Stellen sind die ersten Hoftüpfelanlagen; diese erscheinen der Entstehung und der Gestalt nach als einfache Poren. Die Poren werden in der Primärwand gebildet, bevor noch diese in die einzelnen Schichten sich differenzirt hat. Es sei sei hier bemerkt, dass Th. Hartig ebenfalls die einfache Pore als erste Hoftüpfelanlage bezeichnet hat.

Das nächste Entwicklungsstadium offenbart sich in vermehrtem Flächenwachsthum der dünn gebliebenen Stellen (Fig. 15); an den schon verdickten Wandstücken beginnt sich aber dann die erste Schichte, d. i. die Innenhaut und später oder gleichzeitig auch die Mittellamelle mit einer Schichte oder mit einem Schichtenpaar zu differenziren. (Fig. 15, *i.*)

Was den Bau der Pore noch betrifft, so möge erwähnt werden, dass letztere entweder cylinderförmig, oder trichterförmig sein kann; die Gestalt der Pore ist übrigens für den zukünftigen Hoftüpfel

nicht massgebend, da dieser erst in Folge secundärer Wachsthumsvorgänge bestimmter Wandstücke sein charakteristisches Aussehen erhält.

Die junge, noch im cambialen Zustande befindliche Holzzelle ist grösstentheils mit Protoplasma gefüllt, dessen Hautschichte der inneren Zellwandfläche stellenweise so enge anliegt, dass man hier Zellwand und Hautschichte nur schwer auseinanderhalten kann. Liegt letztere frei da, so erscheint sie als äusserst zartes Häutchen, von körniger oder homogener Structur; nur an den dünn gebliebenen Stellen der Wand verdickt sie sich in auffallender Weise (Fig. 15, *h*); da die Hautschicht die Pore selbst auskleidet, unter Umständen den Porencanal ganz ausfüllen kann, so gewinnt es nicht selten den Anschein, als ob die Hautschichten der Nachbarzellen an den verdünnten Wandstellen entgegenwachsen würden (Fig. 15) und dies sind offenbar jene Entwicklungszustände, welche Schacht und Hartig bestimmten, die Tüpfelbildung in Verbindung mit dem Copulationsvorgange bei Spirogyra zu bringen. Während aber Schacht diese Ansicht später fallen liess, wurde von Hartig dieselbe bis in die jüngste Zeit festgehalten und auch noch eine Resorption der zwischen den genäherten Hautschichten befindlichen primären Wand und ein Verschmelzen der beiden Hautschichten angenommen. Letztere Angabe kann ich nicht bestätigen; Thatsache aber ist, dass an den dünn gebliebenen Wandstellen ein Annähern der beiden Hautschichten stattfindet, Hartig's Angabe wurde nicht weiter beachtet, ja von den meisten Forschern für ganz unrichtig gehalten; selbst einem so ausgezeichneten Beobachter, als Sanio es ist, entging diese gewiss interessante und vielleicht nicht so unwichtige Thatsache. In jüngster Zeit hat Dippel in seinen „Bemerkungen über die Structur der Zellhülle von *Pinus silvestris*" (Flora 1873, pag. 271) Andeutungen über die Hoftüpfelbildung gemacht, aus denen hervorgeht, dass er seine früher gefasste Meinung von der Entstehung der Hoftüpfel aufgegeben hat und dass auch er die erste Anlage des Hoftüpfels mit einem der Copulation ähnlichen Vorgang in Verbindung bringt.

Untersucht man eine grössere Reihe von Präparaten, in denen man verschiedene Entwicklungsstadien vor sich hat, so trifft man auch auf solche Tüpfelanlagen, an denen die vorhin genäherten

Hautschichten sich von einander zu entfernen beginnen; früher waren sie nur durch die ganz dünne Primärwand getrennt, nun aber sieht man, dass die im Dickenwachsthum zurückgebliebene Primärwand, dieses jetzt erst aufnimmt und in jenes Stadium tritt, in welchem die übrigen Zellwandtheile gleich beim Übergang des Cambium in das Holz sich befunden haben. Diese nachherige Verdickung der Primärwand geht meist in ungleichmässiger Weise vor sich und zwar in der Mitte der Porenscheidewand intensiver als an deren Peripherie; im Durchschnitt besitzt die Primärwand an dieser Stelle eine linsenförmige Gestalt. (Fig. 17, 18 *c*.)

Die Substanz dieses Linsenkörpers zeigt die Reactionen der Cellulose, ist in der Mitte wasserreich, nach der Peripherie hin wird sie etwas dichter (Fig. 18), verhält sich mithin optisch und chemisch wie die übrigen Zellwandstücke vor ihrer Differenzirung. Die Hautschicht sitzt dieser Cellulosescheibe kappenförmig auf (Fig. 24); von der Fläche betrachtet, erscheint die verdichtete Partie der Hautschicht als stark lichtbrechender, runder Körper umgeben von einem Kreis, welcher dem Rande der die Pore begrenzenden, älteren Verdickungsmasse entspricht (Fig. 16). Bemerkenswerth ist, dass, wenn sich die Primärwand an den im Wachsthum zurückgebliebenen Orten verdichtet hat, die an denselben Orten verdichtete Hautschicht allmälich an Mächtigkeit verliert und schliesslich ganz verschwindet.

An dieser scheibenförmig verdickten Stelle der Primärwand, welche ich Cellulosescheibe fortan nennen werde, geht die Bildung des Hofes vor sich; die Gestalt des Hofes ist durch die Verdickungsweise der Primärwand gegeben; ist letztere linsenförmig, so stellt der zukünftige Hof noch einen linsenförmigen Raum dar und damit sind wohl auch alle Schwierigkeiten behoben, welche man bisher bei der Untersuchung der Entstehungsweise des Hofes vor sich hatte; weiter erscheint es nun nicht mehr gar so merkwürdig, dass gerade immer zwei Tüpfel neben einander liegen, deren Tüpfelcanäle ganz gleich ausgebildet sind.

Eigenthümlich sind die Veränderungen, welche die Cellulosescheibe unmittelbar vor Entstehung des Hofes erfährt. Die ganze Scheibe erhält eine körnige, seltener streifige Structur, sie scheint in eine grosse Zahl kleiner Körnchen, welche in einer hyalinen Grundsubstanz eingebettet liegen, zu zerfallen. (Fig. 20, *a*.)

Nicht selten vereinigen sich mehrere Körnchen zu einem grösseren Körper und verleihen dann dem Ganzen ein knotiges Aussehen. Im Radialschnitt findet man in diesem Entwicklungszustande den äusseren Kreis mit einer körnigen Masse gefüllt (Fig. 20*b*.) Trecul erwähnt auch dieser körnigen Massen, hält sie aber für ein Desorganisationsproduct der Verdickungsschichten, auf welches er die Entstehung des Porencanals zurückführt.

Mittlerweile wachsen die älteren Zellwandtheile weiter in die Fläche (Fig. 21), welches Flächenwachsthum sich an den Stellen, wo Tüpfelanlagen vorkommen, durch das Kleinerwerden der Pore, respective des Porencanals, bemerkbar macht. An dem Orte, wo der Linsenkörper sich an das ältere Wandstück anschliesst, muss natürlicherweise die vorwärtsdringende Wandmasse nach dem Lumen der Zelle zu gebogen erscheinen. Die Wand wächst solange vor, bis die definitive Grösse des Porencanals erreicht ist; dies findet aber erst statt, wenn der Hof seine vollkommene Ausbildung erfahren hat; desshalb sieht man am Radialschnitt den zweiten Kreis, der dem Tüpfelcanal entspricht, immer kleiner werden, bis er schliesslich eine constante Grösse erlangt hat. Es sei hier bemerkt, dass erst zu der Zeit, wenn das Flächenwachsthum der älteren Wandtheile beendigt ist, an dem den Tüpfelcanal begrenzenden Wandstück die Innenhaut sich differenzirt. Viel früher schon reihen sich an der Peripherie der Celluloseschcibe die Körnchen dichter an (Fig. 19, 24), während die übrige Masse der Scheibe wieder hyalin wird. Die Körnchenreihe geht bald in ein continuirliches Häutchen über, welches mithin an dem früher im Wachsthum zurückgebliebenen Primärwandstücke die erste differenzirte Schichte oder Haut darstellt und, da es auch in optischer und chemischer Hinsicht mit dem Innenhäutchen übereinstimmt, als die Fortsetzung desselben angesprochen werden kann. (Fig. 21.) Die Innenhaut wächst wohl als selbstständige Schichte weiter, erreicht aber an der Celluloseschcibe nie die Mächtigkeit wie an den übrigen Wandstücken. Da nun die über die Celluloseschcibe vorragenden Wandstücke auch in die Dicke wachsen, und an ihrer inneren Fläche ebenfalls eine besondere Schichte, die Innenhaut, sich differenzirt hat, so geschieht es, dass an den Stellen *n*, *n*, Fig. 21, die daselbst genäherten Innenhäute aneinander gepresst werden

und schliesslich zu einer einzigen, homogen erscheinenden Membran verschmelzen, und diese auf solche Art entstandene Membran ist es, welche den Hof von innen herauskleidet; sie entspricht der schon von Schacht gesehenen und mit Recht besonders hervorgehobenen Cellulosemembran des Tüpfelhofes.

In äusserst seltenen Fällen bleibt die Innenhaut der Cellulosescheibe als solche im fertigen Zustande des Hoftüpfels sichtbar; mir ist es unter den unzähligen Präparaten, welche ich zu diesem Behufe anfertigte, nur wenige Male gelungen, entsprechende Ansichten zu erhalten. Fig. 42, 43 und insbesonders Fig. 45 zeigen das zuletzt besprochene Verhältniss. (Fig. 45 *r*, *p*.) Es ist dies nur dann verständlich, wenn man Fig. 45 mit Fig. 23 in Verbindung bringt. Letztere Figur stellt ein junges Entwicklungsstadium dar, an dem die Cellulosescheibe vorhanden ist und dieser liegt dicht die verdickte Hautschichte *h* an; wenn nun die vorragenden Wandstücke *r* weiter verwachsen, so werden sie durch die verdickte Hautschicht von der Scheibe getrennt und auch ihr Dickenwachsthum geht noch bei Anwesenheit der Hautschicht vor sich, mittlerweile haben sich aber die Innenhäute differenzirt und volkommen ausgebildet und nun erst tritt ein Schwinden der Hautschicht ein; die beiden Innenhäute bleiben, nachdem kein weiteres Wachsthum an der Wand vor sich geht, getrennt. Es werden auf diese Art zwei in einander geschachtelte Höfe gebildet; der eine, der weitere, von den älteren Wandtheilen begrenzt und der engere, aus der Cellulosescheibe entstanden.

Die Innenhäute der beiden Nachbarzellen nähern sich an der oberen und unteren Kante des Linsenkörpers (Fig. 42 bei *u*); eine Vereinigung beider findet hier aber nie statt. Der Zwischenraum zwischen ihnen wird meist durch die an dieser Stelle mitunter mächtig entwickelte Mittellamelle ausgefüllt und da kann es dann geschehen, dass die Ausfüllung eine so dichte wird, dass eine Unterscheidung dieser drei verschiedenen Schichten nicht mehr wahrnehmbar ist (Fig. 13 *u*). Aus dem bis jetzt besprochenen Entwicklungsgang des Hofes geht unzweifelhaft hervor, dass an dessen Zustandekommen die Mittellamelle oder die primäre Membran der Autoren nicht betheiligt ist; das was für letztere angesehen wurde, ist eben nichts Anderes als die Innenhaut gewesen. Das bestätigen auch Macerationspräparate; durch die Wirkung

des Macerationsmittels (chlorsaures Kali und Salpetersäure oder Chromsäure) wird ja zunächst die Mittellamelle angegriffen; wenn nun diese irgendwie an dem Aufbaue des Hofes betheiligt wäre, etwa als Auskleidungsmembran, so müsste diese im Macerationspräparate verschwinden oder zu mindesten mschwächer hervortreten; die Beobachtung lehrte aber, wie Fig. 40 zeigt, das Gegentheil. Weiter sieht man an Fig. 33, einen Tangentialschnitt durch Tüpfel von Cupressus darstellend, die Mittellamelle in der Nähe einiger Tüpfelräume gar nicht vorhanden; sie kann daher mit der inneren Auskleidung des Hofes nichts zu thun haben.

Bei Fig. 34 trifft die Mittellamelle nicht an die Spitze, sondern seitlich auf den Hof; sie legt sich an dieser Seite enge an die Auskleidungsmembran des Hofes an; diese entspricht, wie oben auseinandergesetzt wurde, der Innenhaut der einen Zelle. Auf der anderen Seite sieht man ebenfalls eine deutlich differenzirte Schichte als Auskleidungsmembran, welche in gar keiner Verbindung mit der Mittellamelle oder primären Membran der Autoren steht. Nun könnte man die Schichte *p* vielleicht als der Mittellamelle angehörig betrachten; wie deutet man aber die auf der anderen Seite gelegenen Schichten *t*?

Auch dort, wo die Mittellamelle aus mehr als einer Schichte besteht, kann ich Beobachtungen anführen, welche zeigen, dass die Auskleidungsmembran des Hofes mit der Mittellamelle oder mit Theilen derselben nicht identisch ist. Ich verweise hier nur auf Fig. 38, wo man ganz deutlich zwischen den zwei dichten Schichten der Mittellamelle die zarten Auskleidungsmembranen des Hofes sieht.

Nachdem sich an der Cellulosescheibe die Innenhaut differenzirt hat oder auch gleichzeitig damit, kann man an ersterer die immer median gelegene Anlage der Mittellamelle beobachten, als Fortsetzung der schon in den übrigen Wandstücken vorhandenen, vollständig differenzirten Mittellamelle. Sehr häufig findet man schon diese erste Anlage als concav-convexe Platte ausgebildet. (Fig. 19 *m*.) Die Concavität nach der Mittellinie zu nimmt später in Folge vermehrten Flächenwachsthums zu, die zarte Mittellamelle neigt sich nach einer Seite der Cellulosescheibe hin, und verschmilzt auf das Innigste mit der dort angelegten Innenhaut,

nachdem sie sich nicht selten vorher noch in ihrer Mitte etwas verdickt hat.

(Fig. 46 *m*); in diesem Falle wird der eine Tüpfelcanal an seiner Mündungsstelle in den Hof von einer sehr scharf hervortretenden, stark verdickten Membran bleibend geschlossen. Bleibt die Mittellamelle (welche, wie ich noch bemerken will, in der Cellulosescheibe stets einschichtig ist) in der Medianen des Linsenkörpers, so durchsetzt sie als Scheidewand den Hof des fertigen Tüpfels (Fig. 12, 38 *s*); ist diese dünn und zart, so kann sie leicht übersehen werden, was ja auch thatsächlich geschehen ist und so zum Theil Veranlassung zur Ansicht von dem Offensein der Hoftüpfel gegeben hat. Häufig ist jedoch ihr mittlerer Theil scheibenförmig verdickt (Fig. 13, 21, 41 *s*), eine Thatsache, auf welche bereits Sanio aufmerksam gemacht hat.

Die Wandpartien zwischen den drei vollkommen ausgebildeten Schichten bestehen, wie schon früher erwähnt wurde, aus sehr wasserreicher Substanz; diese verschwindet allmälich, sie wird resorbirt, an ihre Stelle tritt Luft und mit ihrer vollständigen Resorption hat der Hof seine vollständige Ausbildung erlangt. Manchmal ist die Resorption eine unvollständige; dann erscheint der Hof mit einer schwach lichtbrechenden, hyalinen Masse ausgefüllt. (Fig. 41, *h*.) Ähnliche Entwicklungszustände dürfte wohl Schacht beobachtet und diesen Forscher zur Annahme bestimmt haben, dass der Hof anfangs mit einer wässerigen Flüssigkeit erfüllt ist.

Es wurde schon früher darauf hingewiesen, dass die Mittellamelle häufig aus mehr als einer Schichte zusammengesetzt ist; weiter wurde bemerkt, dass in diesem Falle als wahre Grenzlamelle der beiden Nachbarzellen sich eine sehr dünne, nicht messbare Schichte vorfindet, welche auch die Cellulosescheibe durchsetzt, während die übrigen, dichteren Mittellamellenschichten dort nicht angelegt werden. Wenn nun die an der Cellulosescheibe vorspringenden Zellwandstücke längs dieser weiter wachsen, so geht an jeder Seite der Scheibe eine dichte Schichte der Mittellamelle in den vorspringenden Theil mit (Fig. 37, 38 *n'*), welche soweit als die Verdickungsmasse, nämlich bis zum Porencanal reicht. Die mittlere Grenzlamelle durchsetzt ungestört den Linsenraum. Dieser Ausbildungsweise verdankt die Annahme, dass der

Hof durch eine Spaltung der Mittellamelle gebildet wird, ihre Entstehung. Bei Aufstellung dieser Ansicht wurde eben die innerste, eigentliche Hofmembran übersehen; wäre letztere nicht vorhanden, könnte man wohl mit Recht die Entstehung des Hofes nur auf eine Spaltung in der Mittellamelle zurückführen und diese Annahme wäre um so gerechtfertigter, als Spaltungen in der Mittellamelle thatsächlich vorkommen. Ich verweise auf Fig. 46 *a* und *b* Doppeltüpfel von *Pinus Taeda* darstellend; die beiden Tüpfel sind von einem gemeinschaftlichen Hofe umgeben; auch um den einfachen oberhalb des Doppeltüpfels gelegenen Tüpfel kommt ein solcher Hof vor, dessen Zustandekommen ich mir auf folgende Weise erkläre: Die Mittellamelle erscheint als ziemlich breite Schichte, welche aus der Vereinigung zweier getrennt angelegter Schichten hervorgegangen ist. Innerhalb dieser einen, homogenen Schichte bemerkt man stellenweise kleine, linsenförmige Räume (Fig. 46, *a*, *l*); letztere sind durch Spaltung entstanden. Die Spaltung geht durch die ganze radiale Wand, der Linsenraum stellt mithin den Durchschnitt eines etwas gebogen verlaufenden Canals dar, welcher in der Flächenansicht der radialen Wand als ein der Höhe des Canals entsprechend breiter Streifen oder Band erscheint. Fig. 46, *b*, *g*.) Häufig verlaufen zwei solcher Streifen parallel über einander; dann findet man im Durchschnitt zwei kleine Linsenräume in der Mittellamelle auf einander folgen; rücken die Spaltungsstellen in die Nähe der Tüpfelhöfe (*g'*, *g'*), so sieht man in der Fläche den Tüpfel oben und unten von einem oder zwei solcher Streifen eingesäumt. Liegen nun zwei Tüpfel neben einander, so sind diese von einem gemeinschaftlichen, als Hof erscheinenden Streifen umgeben (*g*).

Den beschriebenen Gang der Entwicklung der Hoftüpfel fand ich bei allen untersuchten Abies- und Pinus-Arten. Ich wählte vorzugsweise zur Beobachtung zwei- bis mehrjährige Triebe von *Abies excelsa*, *A. pectinata*, *Pinus silvestris*, *P. Laricio*, *P. nigricans*, von denen ich mich aber immer überzeugte, dass das Cambium seine Thätigkeit nicht unterbrochen hat. Von *Taxus baccata* untersuchte ich nur fertige Zustände; dieselben lassen jedoch auf einen mit *Abies* und *Pinus* gleichen Entwicklungsgang schliessen.

Was die Cupressineen betrifft, so lässt sich im Allgemeinen annehmen, dass auch sie sich dem beschriebenen

Entwicklungsmodus anschliessen; doch finden sich nicht selten Ausnahmen vor. So zeigt Fig. 32 (einen Tangentialschnitt durch die cambiale Holzpartie von *Thuya* darstellend), dass die Primärwand überall in die Dicke gewachsen ist; allerdings an einzelnen Stellen, *p*, etwas schwächer. Die Innenhaut wurde an den dünner gebliebenen Stellen gleichzeitig mit den stärker in die Dicke gewachsenen angelegt; ebenso wird die Mittellamelle in allen Wandstücken zu gleicher Zeit gebildet (Fig. 31, 32.) Die dünn gebliebenen Wandstücken wachsen, sowie bei *Abies* und *Pinus* auch später in die Dicke, aber weit gleichmässiger, ohne einen Linsenkörper zu bilden. (Fig. 31, *p*.) Die Folge hiervon ist, dass auch der Hof keine Linsenform annimmt, sondern jene Gestalt, wie sie in Fig. 34, 35 gegeben ist. Auch wird die Auskleidungsmembran des Hofes nur stellenweise von der Innenhaut gebildet (Fig. 35); hier tritt thatsächlich der Fall ein, dass der Hof oben und unten (im Durchschnitte) von den dichteren Schichten der Mittellamelle begrenzt wird, ein Fall der äusserst selten vorkommt. Fig. 34 und 36, demselben Thuyaholze entnommen, zeigen hingegen eine ganz der früher beschriebenen entsprechende Ausbildung der Linsenräume.

Ich will nun noch die wichtigsten, der Entwicklung der Hoftüpfel betreffenden Momente in Kürze hervorheben: „Der Hoftüpfel ist seiner Anlage nach eine einfache Pore, welche in der primären Holzzellwand gebildet wird. Der Tüpfelcanal entwickelt sich aus dem Porencanal durch in verschiedener Weise vor sich gehende Wachsthumsvorgänge bestimmter Zellwandstücke; der Hof hingegen, durch Resorption gewisser Theile der später sich verdickenden Porenscheidewand. Die Gestalt des Hofes ist durch die Verdickungsform dieses Wandstückes gegeben. Der Hof wird an seiner inneren Fläche entweder nur von den Innenhäuten der Nachbarzellen ausgekleidet oder an der einen Seite von der mit der Innenhaut verbundenen mittleren Schichte der Mittellamelle, auf der anderen Seite von der Innenhaut der Nachbarzelle allein, oder endlich als Auskleidungsmembran wird an den Mündungsstellen der Tüpfelcanäle in den Hof die Innenhaut, hingegen an den übrigen Flächen die dichten Schichten der Mittellamelle verwendet. Die mittlere Schichte der Mittellamelle kann entweder als dünne Platte oder in der Mitte scheibenförmig

verdickt den Hof durchsetzen und diesen dann in zwei gleichwerthige Hälften theilen. Der Hoftüpfel ist seiner Anlage nach stets beiderseits geschlossen; in einigen Fällen kann sogar ein dreifacher Verschluss hergestellt werden."

## IV. Einige Bemerkungen über den Bau des ausgebildeten Hoftüpfels.

Wenn man an einem halbwegs gut geführten Tangentialschnitte durchschnittene Hoftüpfel genauer untersucht, so findet man bald eine grosse Mannigfaltigkeit in Form und Ausbildung sowohl des Hofes als des Tüpfelcanals. Vielleicht hat auch diese grosse Verschiedenheit der fertigen Zustände zu den schon im ersten Capitel besprochenen divergirenden Ansichten über den Bau der Hoftüpfel einen guten Theil beigetragen. Nun mögen die fertigen Hoftüpfel wie immer gestaltet sein und noch so grosse Verschiedenheit im Baue unter einander aufweisen, so lassen sich solche vom allgemeinen Schema abweichende Formen immerhin dem im vorigen Abschnitte besprochenen Entwicklungsgesetz unterordnen.

Es sei mir nun gestattet, einige Angaben über den Verschluss der Hoftüpfel zu machen. Diese Frage wurde vielfach der Untersuchung unterzogen, immer aber verschieden beantwortet; bald wurde der Hoftüpfel für offen erklärt, bald wieder für geschlossen.

Wie früher angegeben wurde, so kann man den Hoftüpfel der Anlage nach stets als geschlossen bezeichnen; die Verschlussmembranen sind aber zart und dünn, selten erreichen sie eine bedeutendere Stärke (Fig. 13 *i*).

Es ist daher leicht begreiflich, dass aus verschiedenen Ursachen, chemischer und physikalischer Natur, diese dünnen Verschlussmembranen verloren gehen können. (Fig. 33 der unterste Tüpfel.) Man findet daher so oft den Tüpfelcanal frei in den Linsenraum münden.

Dass die Verschlussmembran häufig mechanisch weggerissen wird, zeigt Fig. 29, wo noch das an der Mündung des einen Tüpfelcanales hängen gebliebene Stück jener Membran zu sehen ist. Ebenso leicht geht auch die mittlere Scheidewand des Hofes,

der Mittellamelle angehörig verloren; übrigens kann sie auch, wie schon oben angegeben wurde, ihrer Feinheit wegen übersehen werden und dann könnte ihre Existenz ganz geleugnet werden; dort, wo sie in ihrer Mitte verdickt ist, wie dies so oft an Herbstholztüpfeln vorkommt, tritt sie selbstverständlich deutlich hervor. Fig. 28 zeigt einen ganz offenen Tüpfel: sowohl die Verschlussmembranen als die mittlere Scheidewand fehlen hier.

Geht die Mittellamelle an einer Seite durch den Linsenraum und verschmilzt sie dort mit der Innenhaut, dann ist eine gegen alle äussere Einflüsse sehr widerstandsfähige Verschlussmembran vorhanden. (Fig. 36 und Fig. 46 der zweite Tüpfel.) Seltener kommt es vor, dass die stärkeren Verschlussmembranen von vermehrtem Dickenwachsthum der Innenhäute allein herrühren (Fig. 47.) Die Verschlussmembranen der Höfe behalten manchmal auch im ausgebildeten Zustande die körnige oder knotige Structur, welches Vorkommen durch Fig. 27 veranschaulicht wird, sehr oft bleiben diese Knoten, mitunter sehr stark verdickt, an den Ecken der vorspringenden Wandstücke erhalten (Fig. 13, 28, 45.) Die Tüpfel kommen meist an den radialen Wänden in grosser Zahl vor, seltener treten sie ebenso zahlreich an den tangentialen Wänden auf. Fig. 41 stellt einen Tangentialschnitt durch zwei Holzzellen von *Pinus Laricio* vor, man sieht, dass radiale und tangentiale Wände dicht getüpfelt sind; die Tüpfel sind unregelmässig über die Wand verstreut und stehen stellenweise ganz dicht gedrängt beisammen.

Die zwischen zwei über einander stehenden Hoftüpfeln liegenden Wandstücke (diejenigen, an denen die Schichtendifferenzirung zuerst vor sich geht) zeigen ein besonders charakteristisches Aussehen, sie sind in der Mitte concav gegen das Lumen der Zellen zu gekrümmt. Diese Concavität tritt bald mehr, bald weniger deutlich hervor, überhaupt erst dann, wenn der Hoftüpfel am Ende seiner Entwicklung sich befindet. Der entgegengesetzte Fall, dass diese Wandstücke convex nach dem Lumen der Zellen gekrümmt sind, wie in Fig. 26 zu sehen ist, scheint selten vorzukommen. Hier sei auch erwähnt, dass die Verdickungsschichten stets parallel der Zellenaxe bis zum Porencanal verlaufen und daselbst plötzlich enden. (Fig. 12 *r*.)

Was den Tüpfelcanal betrifft, so zeigt er die verschiedenartigsten Formen; ich will nicht näher die einzelnen Details beschrieben und verweise auf die diesbezüglichen Figuren, so namentlich Fig. 13, 25, 27, 45 etc.

Schliesslich sei es noch gestattet, eine kurze Bemerkung bezüglich der Figuren 39, 44 und 48 zu machen. Dieselbe stellen tangential durchschnittene Markstrahlen von *Taxus*, *Cupressus* und *Araucaria* dar. Die Markstrahlenzellen selbst zeigen an den radialen Wänden keine besondere Verdickungsart; die anstossenden Holzzellwände hingegen besitzen deutliche Hoftüpfel, welche jedoch nur zur Hälfte, im Übrigen aber ganz normal ausgebildet sind.

---

# Erklärung der Abbildungen.

## Tafel I.

Die daselbst befindlichen Figuren sind durchwegs Copien nach den angegebenen Abhandlungen.

Fig. 1. Hoftüpfel im Tangentialschnitt nach H. v. Mohl (Vermischte Schriften); *p* primäre Membran.

„ 2 und 3. Hoftüpfel nach Trecul (Ann. d. sc. nat., 1854, Tom. II, Taf. 22); *a* Verdickungsschichten, *l* innerste Schichte, *i* Intercellularsubstanz.

„ 4. Tüpfel nach Dippel (Bot. Zeitung 1860); *p* primäre Membran, *r* jüngste Verdickungsschichte, *p'* primäre Membran in Resorption begriffen.

„ 5—8. Entstehung der Hoftüpfel nach Hartig (Bot. Zeitung 1862); Fig. 5 *t* Tüpfelanlagen, Fig. 6 in den Tüpfelanlagen vereinigen sich die Ptychodehäute, Beginn der Hofbildung, Fig. 7 *p* primäre Membran, im Beginne der Resorption, Fig. 8 fertiger Tüpfel, *t* Verschlussmembran.

„ 9—10. Hoftüpfel nach Sanio, (Pringsheim. Jahrb. f. w. Bot., Bd. IX); *p* verdickte primäre Membran, *r* Verdickungsmasse.

## Tafel II.

Fig. 11. Radiale Holzzellwand von *Abies excelsa*; *i* Innenhaut, *b* Verdickungsschichten, *m* Mittellamelle, *d*, *s* die einzelnen Schichten der Mittellamelle (Vergr. 800).

„ 12. Hoftüpfel von *Abies excelsa*; *i* Innenhaut, *r* Verdickungsschichten, *s* zarte Schichte der Mittellamelle (Vergr. 800).

„ 13. Hoftüpfel von *Abies excelsa*; *a* tangentiale Ansicht, *s* scheibenförmig verdickte Mittellamelle, *b* radiale Ansicht, der mittlere Kreis entspricht dem Hof (V. 800).

„ 14—16. Entwicklung der Hoftüpfel von *Abies excelsa*; Fig. 14 erstes Stadium; Fig. 15 späterer Entwicklungszustand, *p* dünn gebliebene Stellen der primären Membran, *i* Anlage der Innenhaut, *b* lockere Zwischenmasse, *d* dichtere Substanz, *h* Hautschichte.

„ 16. Weiteres Entwicklungsstadium nach Ausbildung der Cellulosescheibe; *w* körnig angelegte Mittellamelle, *m* die innere Schichte der Mittellamelle nahe dem fertigen Zustande, *h* verdickte Hautschichte (Vergr. 1000).

Fig. 17—21. Verschiedene Entwicklungsstadien der Hoftüpfel von *Pinus silvestris*; Fig. 17 *c* Cellulosescheibe, *h* Hautschichte; Fig. 18 *d* dichte Partie der Cellulosescheibe, *w* lockere Partie; Fig. 19 *n* Anlage der Innenhaut, *m* Anl. d. Mittellamelle; Fig. 20 *a* körnige Cellulosescheibe im tangentialen Durchschnitte, *b* radiale Ansicht; Fig. 21 *n* Auskleidungsmembran des Hofes.

„ 22—24. Jüngere Entwicklungsstadien der Hoftüpfel von *Abies pectinata*; *c* Cellulosescheibe, *d* dichte Partie, aus welcher die Mittellamelle entsteht, *h* verdickte Hautschichte, *i* Innenhaut.

„ 25. Tüpfel von *Cupressus*.

„ 26. Hoftüpfel von *Pinus Laricio*.

„ 27. Hoftüpfel von *Abies pectinata*.

„ 28. Offener Hoftüpel von *Abies excelsa* mit knotenartig verdickter Innenhaut.

„ 29. Offener Hoftüpfel von *Thuya*, *i* erhalten gebliebene Reste einer Verschlussmembran.

„ 30—31. Tangential durchschnittene cambiale Holzzellwand von *Thuya* *p* Tüpfelanlagen, *d* dichte Wandpartien, *m* Anlage der Mittellamelle (Vergr. 1000).

## Tafel III.

Fig. 32. Tüpfelanlagen von *Thuya* (jüngeres Stadium als Fig. 33); *p* Tüpfelanlage, *i* Innenhaut, *d* dichte Wandpartie, *z* lockere Zwischenmasse.

„ 33. Tangential durchschnittene Tüpfel von *Cupressus*; *p* Auskleidungsmembran des Hofes.

„ 34 und 35. Tüpfel mit polygonal gestalteten Höfen. *Thuya*; *p*, *t* Auskleidungsmembranen des Hofes.

„ 36. Normale Tüpfelhöfe von *Thuya*; der oberste mit dreifacher Verschlussmembran.

„ 37. Querschnitt eines Tüpfels von *Pinus silvestris*; *m'* dichte Schichten der Mittellamelle.

„ 38. Tüpfel von *Abies pectinata*; *m'* dichte Schichten, *s* mittlere zarte Schichte der Mittellamelle.

„ 39. Markstrahl von *Taxus baccata*; *p* halbe Tüpfel.

„ 40. Theilstück eines Macerationspräparates von *Pinus silvestris*.

„ 41. Tangentialschnitt durch zwei Holzzellen von *Pinus Laricio*; *h* Tüpfel, bei welcher die Resorption der lockeren Zwischenmasse in der Cellulosescheibe nicht vollständig durchgeführt wurde.

„ 42 und 43. Tüpfel von *Pinus Laricio*; *u* die Innenhaut des Hofes ist mit der Innenhaut des angrenzenden Zellwandstückes nicht verbunden.

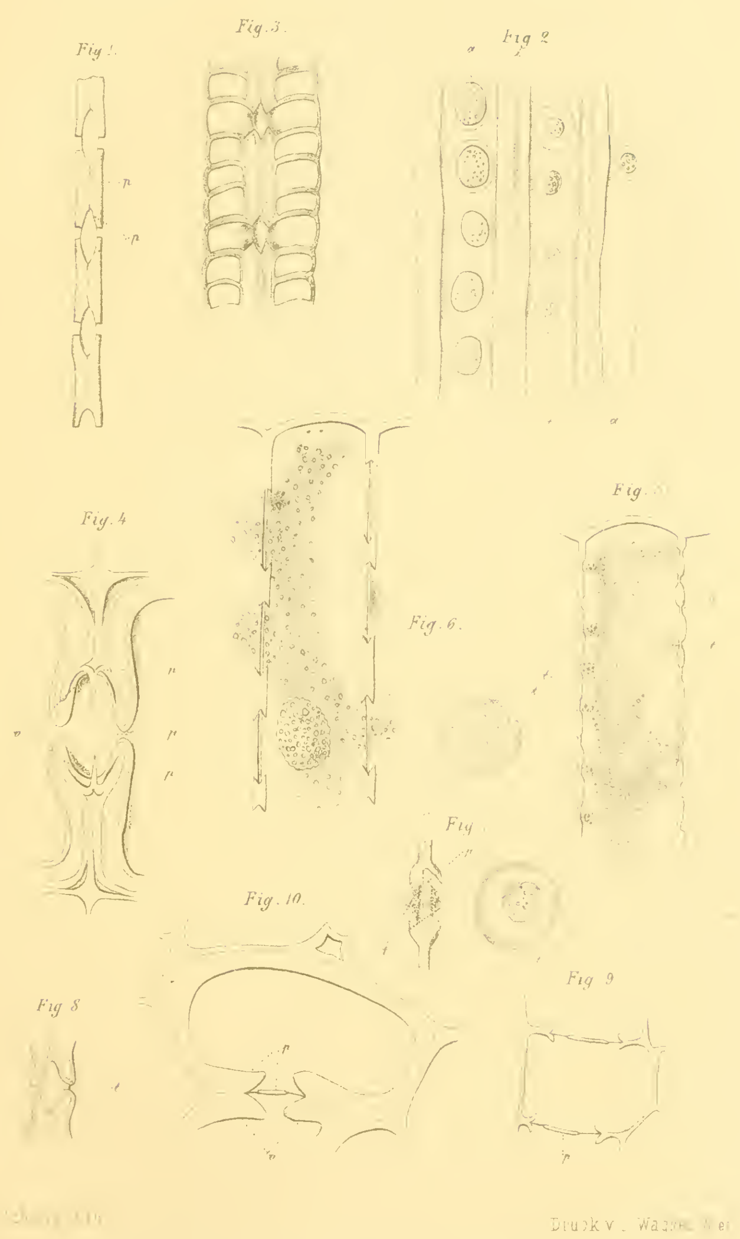
„ 44. Markstrahl von *Thuya*.

Fig. 45. Tüpfel von *Pinus silvestris*; *r* Innenhaut des Hofes, *p* Innenhaut des angrenzenden Wandstückes.

„ 46. Doppeltüpfel von *Pinus Taeda*; *a* tangential durchschnitten, *l* Linsenräume in der Mittellamelle, *m* verdickte Mittellamelle mit der einen Innenhaut verbunden, *l* radiale Ansicht, *g* Doppeltüpfel mit gemeinsamem Hofe, *t'* einfacher Tüpfel mit Nebenhöfen.

„ 47. Tüpfel von *Abies excelsa* mit beiderseits verdickten Verschlussmembranen.

„ 48. Markstrahl von *Araucaria brasiliensis*; *p* halbe Tüpfel.




Druck v. J. Wagner, Wien



